

セイタカアワダチソウに関する生態学的研究

第2報 生長および繁殖に及ぼす密度効果*

榎 本 敬

第1報(榎本・中川 1977)において、セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima* L.) の種子から発生した個体の生長について報告したが、その際、種子繁殖に関しては、なお問題が残されていることを指摘しておいた。野外で見かけられるセイタカアワダチソウの場合、種子から発生した個体には、その年のうちには種子が形成されないことが多いが、地下茎はほとんどの個体に形成される。種子を形成するかしないかは、本種の分布拡大や多くの生態学的な問題にとって重要であると考えられる。本種は、裸地に侵入した場合には他の草種と直接競争することなしに生育する場合もあるが、ほとんどの場合には、何らかの形で他草種と競争しながら、生長し繁殖しているものと思われる。しかし、他草種との競争条件下における生長や繁殖の問題は、現象が複雑になり解析が容易でない。そこで、混合群落における生長や個体群動態の解明にきわめて重要な役割を果たすであろうと考えられる個体密度を一要因としてとりあげ、本種の生長や繁殖に及ぼす密度効果をセイタカアワダチソウの純群落において実験し、検討した。

Harper (1967) は、植物の個体再生産機構に関連して、いくつかの基本的な疑問を提出している。その中から河野 (1974) が訳したものを一部そのまま引用すると次のようになっている。「植物の個体再生産に投資される同化産物の割合は、固定しているか、それとも可塑的であるだろうか。また、その割合は、種間および種内競争による密度効果によってどのように変化するであろうか。」この疑問に対し、Ogden (1974) が *Tussilago farfara* L. を実験材料にして再生産適応戦略 (reproductive strategy) という観点から実験を行ない、林・河野 (1972) はハトムギを用いた密度効果実験を行なった。その結果、いずれの実験でも再生産効率 (reproductive effort) の可塑性が示された。

Gadgil and Solbrig (1972) は、 r , K 選択の問題は種または生物型 (biotype) の比較えに立って始めて成り立つものとし、*Taraxacum officinale* Wever のいくつかの生物型と、*Solidago* 属のいくつかの種を用いた実験で、その例を示した。*Solidago* 属を用いたこの実験は、Abrahamson and Gadgil (1973) においてより詳細に報告され、種によって再生産効率が異なることが示された。

同種個体群の密度効果に関しては、密度効果のべき乗式 (Kira *et al.* 1953) と逆数式 (Shinozaki and Kira 1956)、個体重の度数分布の対数正規性 (Koyama and Kira 1956)、

* 本研究の一部は昭和50年度・文部省科学研究費補助金(課題番号074169)によって行なわれた。
なお、本論文の要旨は昭和53年4月第25回日本生態学会大会で発表した。

自然間引きの $\frac{3}{2}$ 乗則 (Yoda *et al.* 1963), モモの自家中毒物質と密度効果の関連 (Hirano and Kira 1965) など, 一連の研究が行なわれている。

本実験を行なうにあたり, 有益なご助言を賜わった 中川恭二郎教授 ならびに 実験を手伝っていただいた 田村真理子技官に心からお礼を申し上げる。

材料および方法

1975 年 1 月に採種したセイタカアワダチソウの種子を同年 5 月 8 日に直径 7.8 cm のペーパーポットに播種し, 5 月 22 日から 24 日の間に, ポットあたり 9 本あるいは 1 本に間引いて苗の大きさをそろえた。その際, 9 本植えのポットはできるだけ苗が均一に分布するように注意した。これらの苗を 6 月 1 日までガラス室内で生育させ, 6 月 2 日から 4 日の間に, 1 本植えの苗をそれぞれ, 81 cm, 27 cm, 9 cm の間隔で, 正方形の配置で圃場に移植した。これらの実験区をそれぞれ, $\rho 1$ 区, $\rho 2$ 区, $\rho 3$ 区と呼ぶことにし, 9 本植えの苗は 9 cm 間隔に植え付け, $\rho 4$ 区と呼ぶことにした。したがって各実験区の植え付け密度は平方メートルあたり, 1.52 ($\rho 1$ 区), 13.7 ($\rho 2$ 区), 123 ($\rho 3$ 区), 10,000 ($\rho 4$ 区) であった。圃場の管理は他草種の除草だけとし, 灌水や施肥は行なわなかった。1975 年にはアオスジキンウワバの発生が見られたので, 9 月 6 日に DDVP を散布して駆除した。

サンプリングは 1975 年 12 月 16 日から 18 日にかけて 1 回目を行ない, 2 回目は 1976 年 8 月 17 日から 19 日に, 3 回目は同年 10 月 12 日から 14 日にかけて行ない, それぞれのサンプリングの時期を SI, SII, SIII と呼ぶことにした。なおサンプリング年月日が必要な場合は, それぞれのサンプリングの中間日と呼ぶことにした。サンプリングエリアは実験区の中央部のみとし, 周辺部はとりのぞいた。それぞれのサンプリング時のサンプリング面積を第 1 表に示した。

第 1 表 サンプルング面積 (m²)

調査年月日	$\rho 1$ 区	$\rho 2$ 区	$\rho 3$ 区	$\rho 4$ 区
1975. 12. 17	17.72	5.468	0.7371	0.7371
1976. 8. 18	19.81	1.883	0.6804	0.6804
1976. 10. 13	5.249	1.883	0.6804	0.6804

この報告では, 慣例にしたがい “shoot” に対応するものを “地上茎” と呼ぶことにした。したがって “地上茎” は茎と葉と時には花および種子を含んだものをさし, 厳密な意味で地上部の茎をさす必要があるときは単に “茎” と呼ぶことにする。

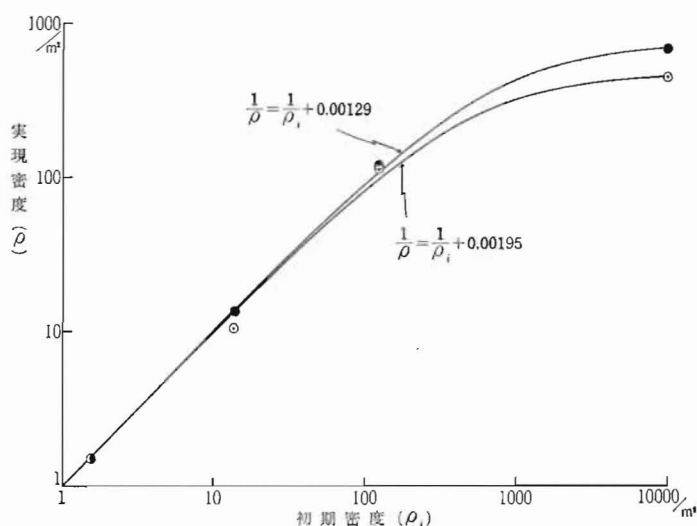
サンプルは圃場で地上部と地下部を切りはなし, 実験室に持ち帰って地上茎の高さ, 地ぎわの直径および生重を 1 本ずつ測定した。そのうち, 20 cm 毎の層別刈取りを行なって, 各層ごとに, 茎, 葉, 花および種子, 枯死部分に分離した。SI, SIII におけるロゼットは他の古い地上茎とは別に取り扱い, ロゼット数を測定したのち, 葉と茎に分離した。地下部はサンプリングエリアを土ごと掘りあげ, 水で土を洗い流したのち, 根と地下茎を分離した。2 年目のサンプルは地下茎を形成年度別に分離し, 地下茎から直接生じている

根は便宜上地下茎の中に加えた。それぞれの植物体部分は生重を測定ののち、80°C の送風乾燥器で十分乾燥し、乾燥重量を測定した。個体数の測定は植え付けた個体のうち茎が生存していた株の数によることとし、地上茎が枯死していても地下茎の残存しているものは1個体として数えた。2年目の場合も、初年度に植え付けたもののうち生存している個体数を、枯れた株のあとや地下茎のつながり方を手がかりに測定した。したがって個体数は genet の数であり、それぞれの地上茎 (ramet) の数ではない。SIII においては、 ρ_3, ρ_4 区で正確な個体数の測定はできなかった。しかし、SII と SIII は時間的にもあまりはなれておらず、季節的にも自然間引きの少ない時期であったので、個体数が必要な場合は SII のもので代用することにした。

結 果

1. 群落全体あるいは群落平均に関する性質

各調査時の平方メートルあたりの生存個体数を実現密度 (ρ) と呼び、初期密度 (ρ_i) とともに第1図に示した。自然間引きによって減少した個体数は高密度区ほど多く、 ρ と ρ_i の関係は Shinozaki and Kira (1956) によって示された $1/\rho = 1/\rho_i + \varepsilon$ の関係を満足しており、自然間引きがこの式を満足するような形で起ったことを示している。

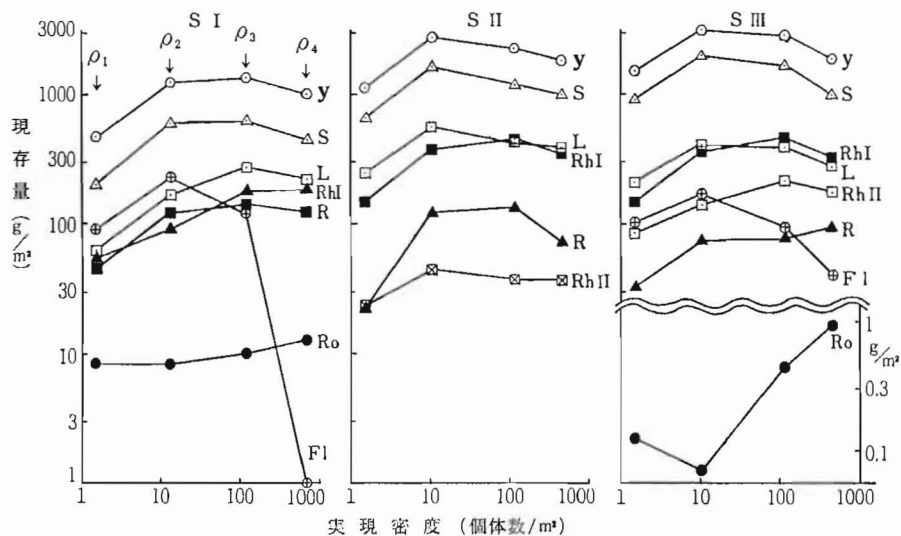


第1図 初期密度 (ρ_i) と実現密度 (ρ)

● 1975年12月17日 ○ 1976年10月13日

曲線は最小自乗法によって求めた理論曲線

それぞれのサンプリング時における器官別現存量を実現密度とともに第2図に示した。それぞれの実験区の全現存量 (Y) は SI において ρ_3 区に最大値が現われ、SII, SIII においては ρ_2 区に最大値が現われている。これは、全現存量のうちもっとも大きな割合を占めている茎 (S) と葉 (L) の現存量の変化と同じ傾向である。花および種子 (FI) の



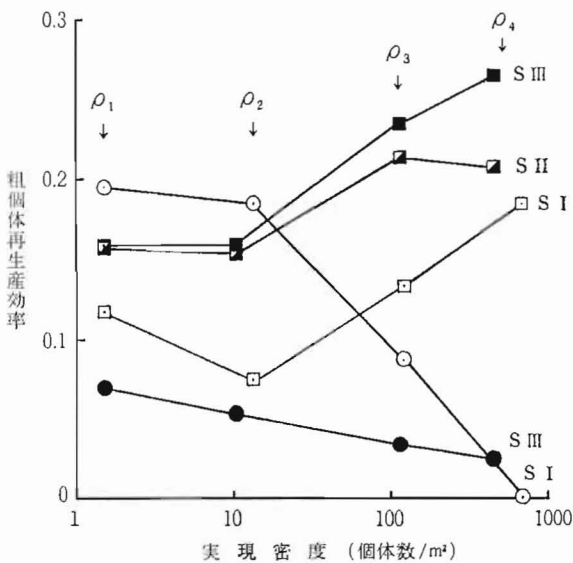
第2図 各密度区における器官別現存量 (gdw/m²)

SI (1975年12月17日), SII (1976年8月18日), SIII (1976年10月13日)

⊙…全重 (y), △…莖重 (S), □…葉重 (L), ▲…根重 (R),
⊕…花および種子重 (F1), ■…1975年に発生した地下茎重 (RhI),
⊠…1976年に発生した地下茎重 (RhII), ●…ロゼット重 (Ro).

現存量はSI, SIIIともに ρ_2 区に最大値が現われている。 ρ_4 区はSI, SIIIとも花および種子の現存量が小さく、とくにSIにおいてこの傾向が顕著であった。地下茎(Rh)の現存量は地上部のものとは異なり、SIでは ρ_4 区に、SII, SIIIでは ρ_3 区に最大値が現われている。ロゼットの部分(Ro)の現存量は高密度区で高くなっているが、これは高密度区のほうがロゼットの出現の時期が早かったため、翌春のロゼットの量とは一致しないようであった。

現存量にしめる繁殖器官の重量割合は、粗個体生産効率(crude reproductive effort)と呼ばれるが(Harper and Ogden 1970, 河野 1974),これを



第3図 粗個体再生産効率 (crude reproductive effort) と実現密度

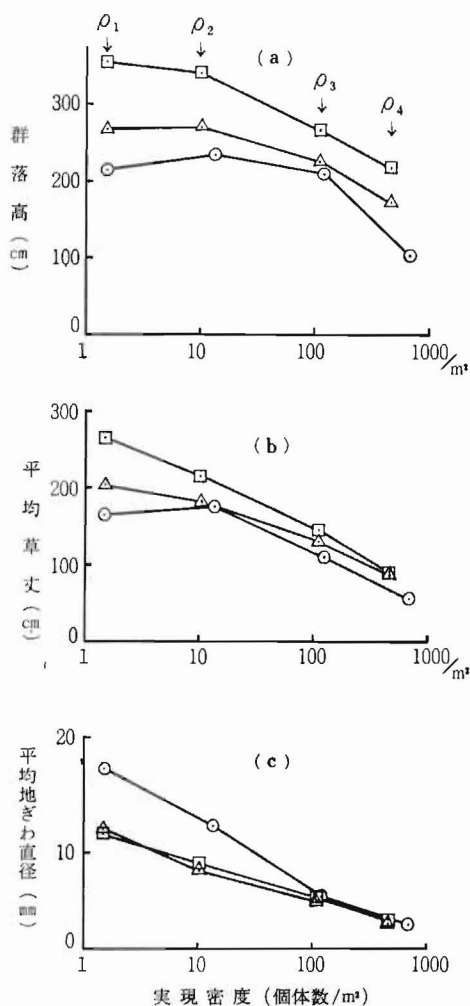
sexual reproductive effort (⊙…SI, ●…SIII),
vegetative reproductive effort (□…SI, ■…SII, ■…SIII).

花および種子の占める割合 (sexual reproductive effort) と地下茎が占める割合 (vegetative reproductive effort) に分けて、第3図に示した。サンプリングの季節が異なっているため、年次間の比較はできないが、密度区間の差は明らかである。sexual reproductive effort についてみると、SI では高密度区ほど小さくなり、 ρ_4 区では、わずか0.001となっていた。SIII においてもこの傾向は同じであるが、区間の差が小さくなり、そろってきている。vegetative reproductive effort については、SI の ρ_2 区の値をのぞいて、高密度区ほど高くなっており、sexual reproductive effort とは逆の傾向であった。SI の ρ_2 区の低い値は、後に考察の項で述べる地上部と地下部の空間占有の時期のちがいによるものと思われる。

各群落を構成している茎の地表からの高さの最高値 (HMAX) を群落高として考えると、第4図 (a) に見られるように、SI, SII では ρ_2 区に最大値が現われており、SIII では低密度区ほど群落高が高くなっている。とくに ρ_4 区の群落高は、どのサンプリング時にも、もっとも高い群落の50~60%程度の高さにしかならない。次に群落を構成しているすべての茎の平均の高さ (\bar{H}) と実現密度の関係を第4図 (b) に示した。第4図 (a) に現われていた ρ_2 区の極大値が、SI においては存在しているが SII では消えており、高密度

区ほど草丈が低い傾向がよりはっきりしている。 ρ_4 区の \bar{H} は最高区の30~40%の高さにしかならないが、これは、高密度区ほど草丈の変動係数が大きく、HMAX と \bar{H} の比が大きくなっているためである。茎の地ぎわ直径の群落平均値 (\bar{D}_0) は、第4図 (c) に示したように、個体密度の対数に対してほぼ直線的に減少している。SI に比べて SII, SIII のほうが全体に低い値となっているのは、種子から生長を始めた個体の1年目の地上茎は非常に太くなりうるが、地下茎から生長を始めた場合には非常に太くなることはほとんどないという、セイタカアワダチソウの持つ性質に由来するものと考えられる。

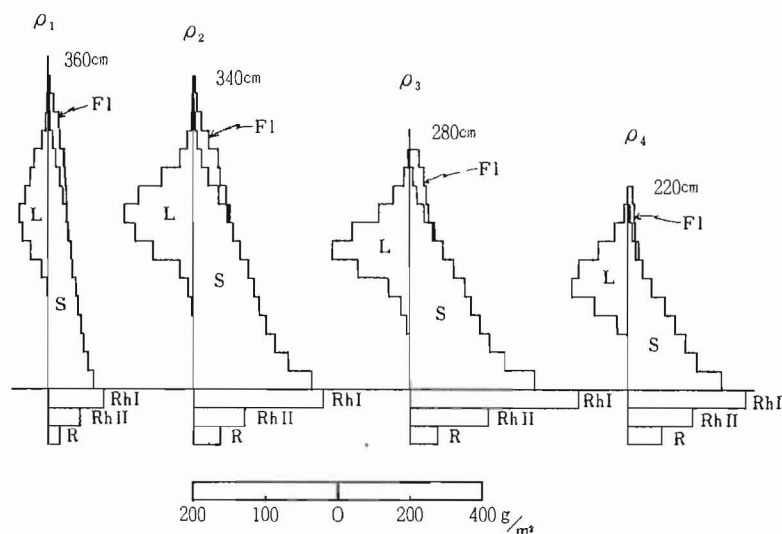
SIII におけるそれぞれの密度区の生産構造を地下部の量とともに第5図に示した。この



第4図 a) 群落高 (HMAX), b) 平均草丈 (\bar{H}) c) 平均地ぎわ直径 (\bar{D}_0) と実現密度 (ρ)

○…SI, △…SII, □…SIII

図によると、葉や茎や花などの空間的な分布が量的にとらえられ、高密度区ほど群落高が低いばかりでなく、葉群が多く分布している高さも低くなっていることがわかる。また、各層の葉と茎の分布量の最大値は ρ_2 区と ρ_3 区とがほぼ似た値を持っており、 ρ_1 区、 ρ_4 区のものより大きい。このことから、葉と茎の空間的な植物量密度は、ほぼこれ



第 5 図 1976 年 10 月 13 日における各区の生産構造

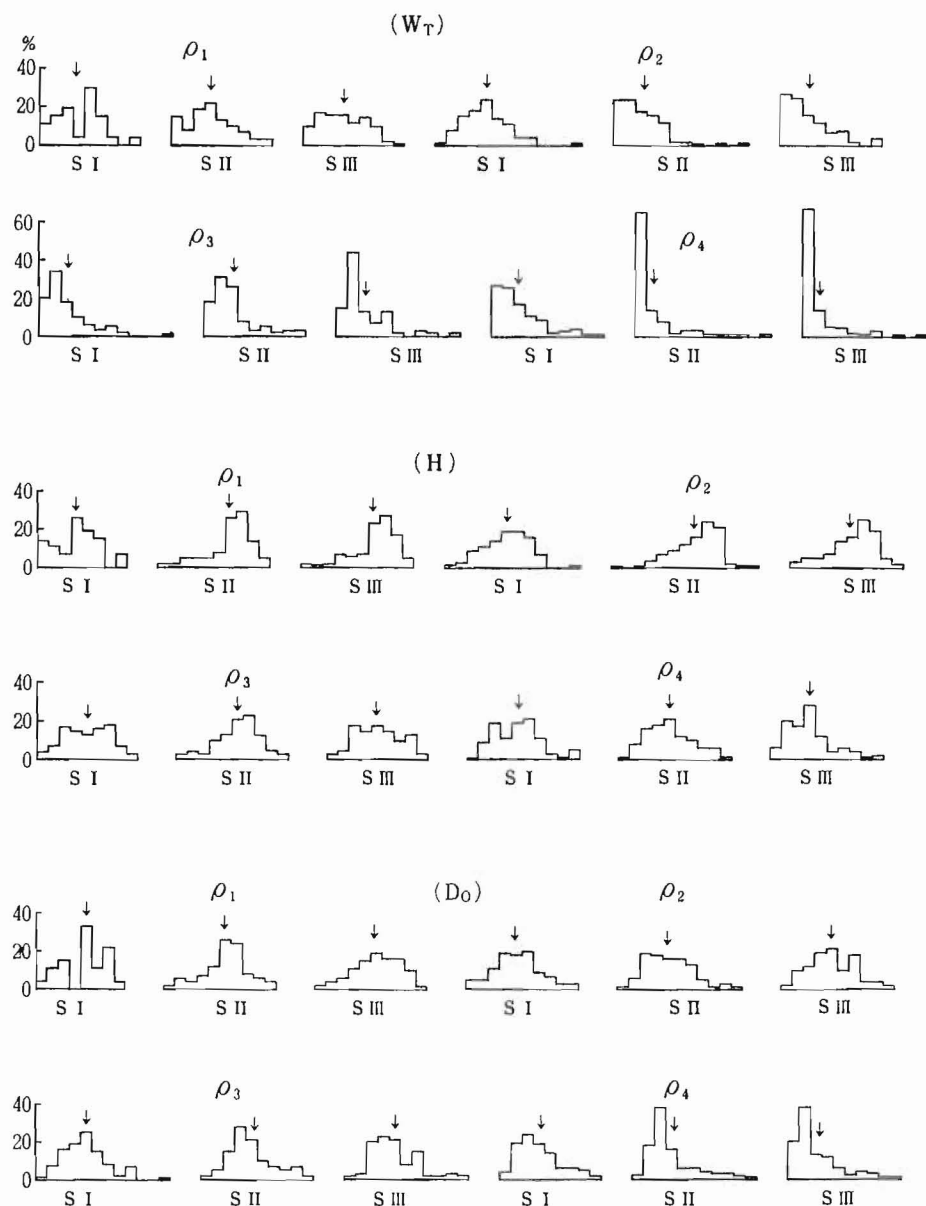
葉 (L), 茎 (S), 花および種子 (F1), 根 (R),
1975 年に発生した地下茎 (Rh I), 1976 年に発生した地下茎 (Rh II).

くらいの値が最大であろうと予想される。少量の花の分布は図ではわかりにくいだが、花が形成されている高さの幅は低密度区ほど広く、茎の高さが低密度区ほどそろっているのは逆の傾向になっている。

2. 群落を構成している個体あるいは個々の地上茎に関する性質

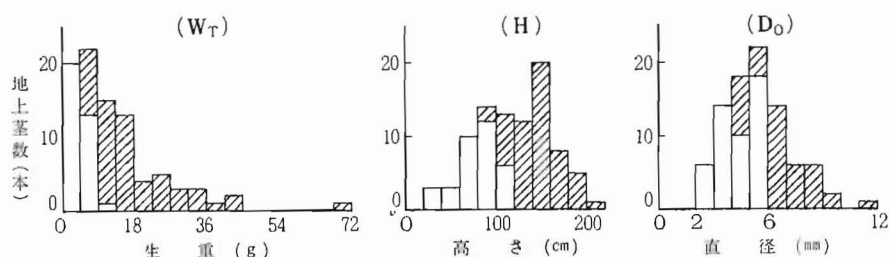
それぞれの群落を構成している地上茎の生重 (W_T) と高さ (H) と地ぎわ直径 (Do) の度数分布を第 6 図に示した。SI のデータは地上茎 1 本が 1 個体に相当するので、SI に関しては個体に関する性質とも考えることができる。クラスの幅はそれぞれの群落の構成量の標準偏差の 2 分の 1 とした。平均値が属するクラスは下向きの矢印で示した。サンプリングに季節的なちがいがあるため、分布型の時間的な変化をとらえるには多少問題があるが、地上茎の生重は後のサンプルほどモードが小さい側に寄っている。密度による分布型のちがいは、高密度区ほどモードが小さいほうに寄り、小さな個体の割合が高くなるという形で現われている。地上茎の高さの分布型は重量の分布型とはちがって、高密度区ではモードがほぼ中央にあるが、低密度区ではモードが高いほう側に現われている。サンプリング間の差は明らかでない。地上茎の地ぎわ直径の分布型は、重量の分布型と傾向が似ており、高密度区ほどモードが小さい側にあり、サンプリングの遅いものほどモードが小さい側に寄っている。しかし、重量の場合ほどその変化は大きくはない。

次に、どのような個体が種子を形成していたかを SI のサンプルで検討する。 ρ_3, ρ_4 区では個体別に地下部重を測定することが困難であったため、地上部のみが個体別に測定されているが、個体の地下部重は地上部重にほぼ比例すると考えられるので、個体の地上部重でもって種子形成の問題を検討する。 ρ_1, ρ_2 区は全個体が種子を形成しており、 ρ_4 区はほとんどの個体が種子を形成していなかったため、第 6 図に示した度数分布図の



第 6 図 地上茎(葉と花および種子を含む)の生重 (W_T), 高さ (H), 地ぎわ直径 (Do) の度数分布, \downarrow は平均値の属するクラスを示す。

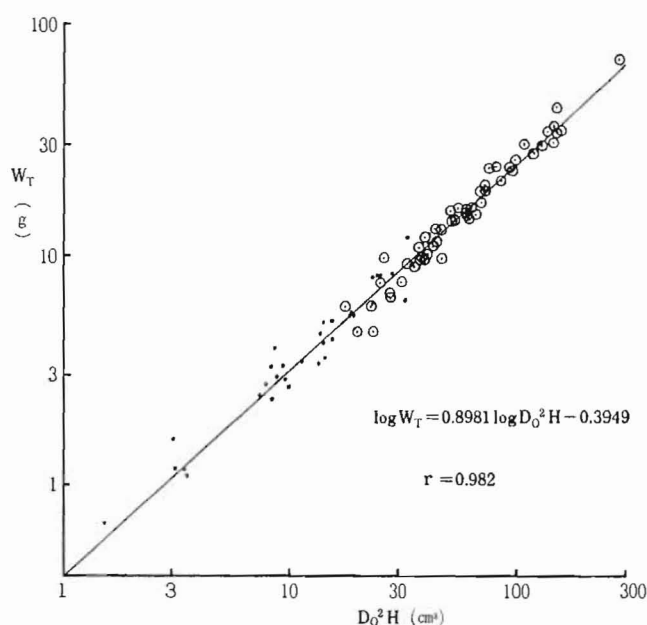
うち $p3$ 区のものだけを第7図にとりあげた。種子を形成した個体は斜線でぬって示したが、そのほとんどが重いクラス、草丈の高いクラス、茎の太いクラスに集中している。つまり、セイタカアワダチソウの場合は、ある一定以上の大きさの個体あるいは地上茎にのみ種子が形成されている。 $p3$ 区において種子をつけたもっとも小さな地上茎は 4.64 g で



第7図 SI, $p3$ 区における地上茎(葉と花および種子を含む)の生重 (W_T), 高さ (H), 直径 (D_0) の度数分布
斜線部は種子を形成したもの

あり、つけなかったもっとも大きなものは 8.40 g であった。 $p4$ 区でこれに対応する値は 3.35 g と 6.88 g であった。 $p1, p2$ 区はすべての個体が種子を形成していたので、全区を通じて、3.35 g に満たないものには種子が形成されず、8.40 g 以上の地上茎にはすべて種子が形成されていた。この現象を草丈について調べてみると、78 cm に達しない個体には種子が形成されず、102 cm 以上の個体にはすべて種子が形成されていた。地ぎわ直径については、3.3 mm 未満では形成されず、4.7 mm 以上ではすべて種子が形成されていた。

地上部の重量の対数は体積と同じ次元を持つ量(茎の地ぎわ直径の自乗×高さ)の対数とよい相関があることが知られており (Ogawa *et al.* 1965)。本実験においても、すべての密度区ですべての時期に、この関係はよく満たされていた。種子形成との関連で、SI, $p3$ 区のを1例として第8図に示した。 $\log D_0^2 H$ と $\log W_T$ の相



第8図 $D_0^2 H$ と W_T の関係 (SI, $p3$ 区)

○…種子を形成した個体、●…種子を形成しなかった個体

関係数は0.98であり、種子を形成した個体は円でかこんで示してあるが、大きな個体すなわち重たい個体に種子が形成されていることが、はっきり示されている。log W_T と log H の偏相関係数は0.78, log W_T と log Do^2 の偏相関係数は0.63であった。

考 察

植物の個体密度と単位面積あたりの種子収量の関係は、Clements *et al.* (1929) にも見られるように、中間の密度で最大値が得られ、高密度区では少なくなることが多い。群落の平均個体重 (w) と個体密度の定量的な関係は Shinozaki and Kira (1956) によって、 $1/w = A\rho + B$ (A, B は定数) として現わされており、平均個体重は高密度区ほど小さい。一方、第7図、第8図で明らかにされたように、種子を形成する個体は、ある一定以上の大きさのものに限られている。このことは、平均個体重を持つ個体が必ずしも平均的な種子繁殖という機能を持つわけではなく、セイタカアワダチソウ個体群の種子繁殖は、 $\rho 4$ 区で見られたように比較的少数の大きな個体によってなされる場合があることを示している。植え付けた個体のうち SI の時期までに種子形成を行なった個体の割合は、 $\rho 1$ 区 (100%), $\rho 2$ 区 (98.6%), $\rho 3$ 区 (60.4%), $\rho 4$ 区 (0.55%) であった。榎本・中川 (1977) による 1972 年 12 月 14 日のセイタカアワダチソウのサンプルは、SI と時期的にはほぼ同じであるので、その時に得られている種子数と種子重の関係式を用いて、SI の時期までに生産された種子数の推定を行なった。これによる平方メートルあたりの生産種子数は、 $\rho 1$ 区 (55 万粒)、 $\rho 2$ 区 (137 万粒)、 $\rho 3$ 区 (72 万粒)、 $\rho 4$ 区 (6 千粒) となり、 $\rho 4$ 区のプロダクション種子数は播種数 (1 万粒) よりも少ない。これらの種子数を播種数で割ることにより種子繁殖率が求められる。この値は、 $\rho 1$ 区 (360,000)、 $\rho 2$ 区 (100,000)、 $\rho 3$ 区 (5,800)、 $\rho 4$ 区 (0.60) であり、面積あたりの種子数が $\rho 2$ 区で最大であったのに比べて、種子繁殖率は低密度区ほど高くなっている。栄養繁殖力を冬季における地下茎現存量として考えると、面積あたりでは高密度区ほど高くなっており、個体あたりの平均では低密度区ほど大きくなっている。このように、セイタカアワダチソウの場合には、個体密度あるいは個体の大きさによって繁殖に投入するエネルギーの分配の大きさと様式がかなり変化している。別の言い方をすれば、高密度条件下では K 選択型、低密度条件下では r 選択型の繁殖を示していると言える。2 年目の花および種子重と地下茎重は、密度区間の差が 1 年目に比べてずっと小さくなっており、年数を経るにつれて、ある一定の地上茎密度の範囲で、一定した種子繁殖と栄養繁殖を示す方向に変化するものと思われ、その値は、Iwaki *et al.* (1969)、Hirose (1971) が安定した群落で得ている値に近づくであろうと思われる。

次に、SI, SII, SIII のサンプルともすべて、現存量の最大値が中間の密度に現われている原因を考察する。このように、中間の密度で全現存量の最大値が得られている例に、Hirano and Kira (1956)、Bleasdale (1966)、Hiroi and Monsi (1966) などがあるが、その例は比較的少ないようである。このような現象が現われる可能性を次にあげて、順次検討してみる。

1) 最終収量一定の法則は、厳密には総生産量一定と考えるべきもので、枯死量や呼吸量が高密度区で高くなるために、現存量が小さくなる。

2) 茎の伸長生長が高密度区でおさえられるため、群落高に差ができ、地上部空間の利用の程度が悪くなり、このことが純生産量の大きさに影響して、現存量が小さくなる。

3) 多年生草本などのように地下部の割合が大きい植物では、地上部と地下部の空間の利用のしかたや時期が異なるため、その影響が現存量に現われる。

4) 地下茎が自家中毒物質を生産するため、高密度区でその影響が大きく現われる。

1) の検討, Hiroi and Monsi (1966) のヒマワリを用いた実験では、高密度区ほど枯死量が多いという結果が得られており、ある一定の個体密度以上で総生産量が一定となる可能性はあると考えられる。しかしながら、現在までのところ密度にかかわらず総生産力一定というはっきりした結果は得られていないようである。この実験は期間中の枯死量、呼吸量が測定されていないので、総生産量が一定であったとはもちろん言えない。しかしながら、一定でなかったであろうということは次のことから推論できる。まず、地上茎の葉数は草丈の高いものほど多く、単葉の大きさも一般には大きい。したがって、測定時の現存量が小さく、草丈の低い $\rho 4$ 区の純生産量が $\rho 3$ 区より大きかったとは考え難い。また、セイタカアワダチソウの葉は枯死後すぐには脱落しないので、枯死葉量の大小はサンプリングの時期が適当であれば判定できるが、 $\rho 4$ 区が大きくなかった。呼吸量はおおざっぱに言って biomass duration に比例すると考えると、測定時の現存量が小さい $\rho 4$ 区で特に大きかったとは思えない。以上のことから、本実験の場合には、総生産量は一定であったが枯死量と呼吸量が $\rho 4$ 区で高かったため、 $\rho 4$ 区の現存量が小さくなったとは考えられない。

2) の検討、地上部の現存量が $\rho 4$ 区で小さくなっている現象は、群落高が低いいためか、それとも葉や茎などの植物体の空間的なつまり方が小さいためであるかを区別するには、地上部現存量を群落高で割った地上部の植物量密度（小川 1969）で考えるとはっきりする。この値は $\rho 2$ 区以上の密度ではあまり差がなく、 $\rho 4$ 区が少し大きい。つまり、高密度区では植物体がつまっていないということにはならない。したがって、現存量が小さいのは群落高が低いことに起因している。

3) の検討、個体密度によって根を張る深さが異なるということは、本実験においては観察されなかった。したがって、地下の空間の占有は一定面積が占有されると、それ以上の占有空間の増加はむずかしいと考えられる。地下部の空間が占有されてしまう時期は地上部より早いと考えられ、これが地下部に比べて地上部の現存量の差を大きくしている原因の一つと考えられる。

4) の検討, Hirano and Kira (1965) によってモモの自家中毒に関する研究が行なわれ、その作用形式が次のような定量的関係として示されている。

$$1/w = Ap + B + F(g) \\ F(g) = C \left[\alpha \int_0^t y_R dt - x \right]$$

ここで g は根から出現する成長阻害物質の濃度、 α は 1 日当り $1g/m^2$ の根から生産される毒物質量、 y_R は根の現存量、 X は実験プロット $1m^2$ から溶出、分解などによって失われていた毒物質量、 t は時間（日数）、 C は定数である。今回の実験密度が 4 段階であったため、4 つのパラメーターを持つ式へのあてはめには問題がある。しかしながら、

セイタカアワダチソウの地下茎には他感作用物質が含まれているという小林ら (1974) の報告もあり、この物質が自種の生長を抑制する可能性も考えられるので、 $\int_0^t y_R dt$ のかわりに、地下茎の現存量 (y_{RH}) を用いて、前述の式を今回のデータにあてはめてみた。その結果は、高密度区における現存量の低下も含めて、かなりよくデータにあっている。しかし、前に述べた難点があるため、魅力的な説明の式ではあるが、より正確には、今後の実験に待たねばならない。

Shinozaki and Kira (1956) によって、植物の部分現存量と個体密度の定量的関係を現わすのに用いられたものと同じ形式の次式は、この実験における現存量と個体密度の関係によくあてはまっている。

$$y = \rho / (A\rho + B)^h$$

ここで A , B , h は、時間によって定まる定数である。この式を微分して、最大の現存量が得られる個体密度 (ρ_{opt}) を求めてみると、それぞれの時期に 38.7, 20.7, 19.4 の値が得られ、時間とともに低密度側へ移行している。個体密度のかわりに地上茎密度を用いても、この式の関係が3つの時期とも成り立っている。1年目は個体数と地上茎数は一致しているので、2年目のもので最大の現存量が得られる地上茎数を求めてみると、平方メートルあたり、85.9 と 80.5 の値が得られた。この値は、野外の安定した群落における秋の地上茎密度にかなり近いものであり、安定した群落では常に最大の現存量が達成されるように地上茎数が調節されている可能性があると考えられる。

セイタカアワダチソウの場合、種子繁殖はある程度の植物体の大きさを持つものだけが行なうという結果が得られたが、多くの多年生草本においても同じような現象が見られ、植物体が小さくても種子形成を行なう多年生草本の例は少ないように思われる。これと比較して、一年生草本では極めて小さな個体が種子形成を行なうことはまれではなく、雑草においてはごく普通である。また、一年生草本と呼ばれているものの中にも、個体が小さくて、開花しなかったものの中には、2年以上生存して開花する場合がある。セイタカアワダチソウの場合は、開花した地上茎はその年度内に枯死するが、開花しなかったものは茎も葉も生存したまま越冬し、翌年開花するものがある。このように、今まで述べてきた開花、結実に関する現象は、今後、種子繁殖と栄養繁殖、 r , K 選択などの進化を考えるうえで、何らかの手がかりを与えるものになると考えられる。

摘 要

セイタカアワダチソウの生長と繁殖が個体密度によってどのように変化するかを知るため、播種後 26 日目の幼苗を 1975 年 6 月 3 日に実験圃場に移植し、生長を追跡調査した。植え付けの個体は、それぞれ 1 cm (ρ 4 区), 9 cm (ρ 3 区), 27 cm (ρ 2 区), 81 cm (ρ 1 区) の間隔で、正方形配置とした。1975 年 12 月 17 日, 1976 年 8 月 18 日, 1976 年 10 月 13 日の 3 回に分けて掘り取り調査を行ない、器官別乾燥重量、草丈などを測定した。結果は次のように要約された。

1) それぞれの密度区における個体数の減少は、 $1/\rho = 1/\rho_1 + \varepsilon$ (Shinozaki and Kira 1956) を満足するような形で生じた。

2) それぞれのサンプリング時の現存量は、中間の密度で最大値が得られた、この現象は最高密度区の群落高が、他の群落高の約半分であったことが主な原因と考えられた。

3) 群落の粗個体生産効率 (crude reproductive effort) は、種子繁殖に関しては 0.1 ~ 19 % で、高密度区ほど小さく、栄養繁殖に関しては 7 ~ 26 % で、高密度区ほど大きかった。このことは、セイタカアワダチソウが高密度条件下では K 選択的な繁殖を示し、低密度条件下では r 選択的な繁殖をするということを示していると考えられる。また、個体再生産効率や再生産適応戦略 (reproductive strategy) は、個体密度によってかなり可塑的に変化しうるものであることがわかった。

4) 群落高は中間の密度で最大値が得られ、茎の地ぎわ直径は高密度区ほど細くなっていた。

5) 地上茎の重量の度数分布は、高密度区ほどモードが小さいほうにかたよっていたが、高さの分布はモードが大きいほうにかたより逆の傾向であった。茎の太さは重量と似かよった形の分布を示した。

6) 種子を形成した地上茎は、重量の重いクラス、草丈の高いクラス、茎の太いクラスに集中しており、ある一定以上の大きさの個体にのみ種子が形成されることがわかった。種子が形成されたもののうち、もっとも小さいものは、地上部生重 3.35 g、草丈 78 cm、地ぎわ直径 3.3 mm であった。

7) 異なった初期密度で生長を始めた群落も、ほとんどの性質が 1 年目より 2 年目のほうが密度区間差が小さくなる方向へ変化した。

文 献

1. Abrahamson, W. G. and Gadgil, M. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrod (*Solidago*, Compositae). Amer. Natur. 107: 651-661.
2. Bleasdale, J. K. A. 1966. Plant growth and crop yield. Ann. appl. Biol. 57: 173-182.
3. Clements, F. E., Weaver, J. E. and Hanson, H. C. 1929. Plant competition. p. 340 Carnegie Institution of Washington.
4. 榎本 敬・中川恭二郎. 1977. セイタカアワダチソウに関する生態学的研究. 第 1 報. 種子および地下茎からの生長. 雑草研究 22: 26-32.
5. Gadgil, M. and Solbrig, O. T. 1972. The concept of r- and K-selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Natur. 106: 14-31.
6. Harper, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 247-270.
7. 林 征三・河野昭一. 1972. ハトムギの栽植密度と物質生産に関する研究. 日本作物学会記事 41(別 2): 25-26.
8. Hirano, S. and Kira, T. 1965. Intraspecific competition among higher plants. XII. Influence of autotoxic root exudation on the growth of higher plants grown at different densities. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D. 4: 1-16.
9. Hiroi, T. and Monsi, M. 1966. Dry-matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities and light intensities. Jour. Fac. Sci. Tokyo, III. 9: 241-285.
10. Hirose, T. 1971. Nitrogen turnover and dry-matter production of a *Solidago*

- altissima* population. Jap. J. Ecol. 21: 18-32.
11. Iwaki, H., Takada, K. and Monsi, M. 1969. Studies on the dry matter production of *Solidago altissima* community. 1. The plant biomass and annual net production. Bot. Mag. Tokyo 82: 215-225.
 12. 河野昭一, 1974. 種の分化と適応. 407 頁. 三省堂 (東京).
 13. Kira, T., Ogawa, H. and Sakazaki, N. 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-yield density interrelationship in regularly dispersed populations. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D. 4: 1-16.
 14. 小林彰夫・森本繁夫・柴田吉有, 1974. キク科雑草植物中の他感作用物質. 植物の化学調節 9: 95-100.
 15. Koyama, H. and Kira, T. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D. 4: 73-94.
 16. Ogawa, H., Yoda, K., Ogino, K. and Kira, T. 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. Nature and Life in SE Asia 4: 49-80.
 17. 小川房人. 1969. 樹高・胸高直径関係による林型区分の試み. JIBP-PT-F 43: 3-17.
 18. Ogden, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. J. Ecol. 62: 291-324.
 19. Shinozaki, K. and Kira, T. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D. 14: 107-129.
 20. Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. and Hozumi, K. 1963. Ditto. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Ibid.* 16: 27-44.